

На правах рукописи



МИРОНЕНКО Александр Александрович

**ЮРСКИЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ
ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА АММОНОИДЕЙ**

1.6.2 - Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2025

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Геологический институт Российской академии наук (ГИН РАН)

Научный руководитель:

Рогов Михаил Алексеевич, профессор РАН, доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией стратиграфии фанерозоя ГИН РАН

Официальные оппоненты:

Ворцепнева Елена Владимировна, доктор биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Киселёв Дмитрий Николаевич, доктор геолого-минералогических наук, профессор кафедры физической географии Федерального государственного бюджетного учреждения высшего образования «Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

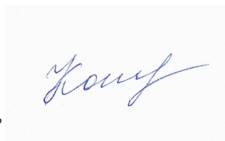
Защита состоится 4 июня 2025 г. в 15:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/254/e1h0ytegqlczbz3yv7plzshteahel1ku.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66, konovalovavera@mail.ru

Автореферат разослан «__» апреля 2025 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
к.г.-м.н.



В.А. Коновалова

ВВЕДЕНИЕ

Объектом исследования является челюстной аппарат юрских аммоноидей: нижняя и верхняя челюсти, а также их кальцитовые элементы.

Актуальность работы. Аммоноидеи — подкласс головоногих моллюсков, появившийся в конце раннего девона и исчезнувший на рубеже мела и палеогена. Общее время их существования превышает 340 миллионов лет. Во многие периоды своей истории они достигали огромной численности и были очень разнообразны. Не вызывает сомнений, что они играли важную роль в древних морских экосистемах, особенно в мезозое. Для понимания этой роли, изучения трофических связей, особенностей питания и образа жизни аммоноидей очень большое значение имеет информация о строении их челюстного аппарата.

Как и все современные головоногие моллюски, аммоноидеи обладали не только радулой, но и парой хорошо развитых челюстей (верхней и нижней). При этом форма, пропорции и детали строения этих челюстей в разных эволюционных линиях аммоноидей очень сильно различались. Эти различия, несомненно, свидетельствуют об адаптации к разным экологическим нишам, разному образу жизни и стилю питания. Однако, до сих пор в этих областях остается очень много неясного. Неопределенность связана, в том числе, и с недостаточной изученностью челюстного аппарата аммоноидей. К примеру, нижние челюсти в некоторых эволюционных линиях аммоноидей изучены хорошо, в то время как в других линиях не известны вообще. Верхние челюсти даже у хорошо изученных таксонов аммоноидей до сих пор практически не описаны.

Изучение строения челюстного аппарата также помогает установить родственные связи между таксонами аммоноидей в тех случаях, когда изучение строения раковины или лопастной линии не дает однозначных результатов. В первую очередь это касается мезозойских гетероморфных аммонитов, у которых форма раковины и строение лопастной линии могли претерпеть существенные изменения в ходе эволюции, при том, что строение челюстного аппарата изменялось в значительно меньшей степени.

Высокая скорость эволюции аммоноидей и быстрая сменяемость их видов сделала их раковины инструментом для биостратиграфии и межрегиональной геологической корреляции. Однако, иногда раковины аммоноидей, а также другие макрофоссилии, оказываются недоступны для изучения по тафономическим причинам, либо из-за различных гидродинамических или палеоэкологических факторов. В таких случаях карбонатные элементы челюстного аппарата аммоноидей (кальцовые пластины аптихов, а также ринхолиты и конхоринхи), сохраняющиеся значительно лучше раковин, могут позволить оценить возраст пород. Разрешающая способность биостратиграфии с использованием элементов челюстного аппарата аммоноидей пока значительно ниже, чем при использовании раковин этих головоногих, но чем лучше и подробнее будут изучены элементы челюстного аппарата и чем лучше будет известно время появления тех или иных типов аммоноидных челюстей и их географическое распространение, тем более точными и детальными будут определение возраста пород и их межрегиональная корреляция с использованием этих окаменелостей.

Юрский этап эволюции челюстного аппарата аммоноидей особенно важен потому, что в ходе него возникли три из пяти основных известных на

сегодняшний день типов челюстного аппарата амmonoидей, включая самый необычный для головоногих, но важнейший для эволюции аммонитов и стратиграфии аптиховый тип.

Степень разработанности темы исследования. Элементы челюстного аппарата амmonoидей являются объектом исследования палеонтологов на протяжении почти двух столетий. К настоящему времени описано пять основных типов челюстных аппаратов амmonoидей: нормальный, анаптиховый, аптиховый, ринхаптиховый и промежуточный. Разработана детальная паратаксономическая классификация кальцитовых элементов челюстного аппарата (аптихов, ринхолитов и конхоринхов), часто встречающихся в ископаемом состоянии отдельно от челюстей и раковин их обладателей. При этом находки элементов челюстного аппарата амmonoидей из тетических регионов изучены значительно лучше, чем из бореальных. Микроструктура кальцитовых элементов (аптихов) челюстей аптихового типа была хорошо изучена лишь у массивных морфотипов, отличающихся крупными размерами, в то время как у тонких морфотипов, широко распространенных в бореальных и суббореальных регионах, она до сих пор не изучалась. Хотя многим таксонам юрских аммонитов свойственен ярко выраженный половой диморфизм, информация о диморфизме в строении аптихов также оставалась скудной. Строение верхних челюстей у амmonoидей с аптиховым типом челюстного аппарата никогда не изучалось детально и информация о нем, приведенная в современных публикациях, остается крайне противоречивой. Не существовало разработанного способа отличить изолированные кальцитовые элементы челюстей ринхаптихового типа амmonoидей (ринхолиты и конхоринхи) от сходных элементов в челюстях наутилиды.

Целью настоящего исследования является изучение юрского этапа эволюции челюстного аппарата амmonoидей, а также уточнение данных по строению и времени возникновения различных типов и вариантов амmonoидных челюстей. В рамках поставленной цели решались следующие **задачи**:

1. Исследовать юрские разрезы Русской плиты на предмет сбора элементов челюстного аппарата амmonoидей и фиксации их стратиграфического положения.
2. Детально изучить ранее собранные коллекции амmonoидных челюстей из разрезов Русской плиты, Крыма и Кавказа.
3. Изучить микроструктуру кальцитового слоя нижних челюстей аптихового типа у амmonoидей, обитавших в бореальных и суббореальных морях и сравнить её с микроструктурой ранее изученных типов аптихов.
4. Уточнить строение верхней челюсти аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата.
5. Разработать критерии отличия кальцитовых элементов (ринхолитов и конхоринхов) челюстей ринхаптихового типа амmonoидей от таковых в челюстях наутилоидей.
6. Уточнить стратиграфическое распространение различных паратаксонов аптихов, ринхолитов и конхоринхов.

Научная новизна и личный вклад автора. Автором были собраны обширные коллекции аптихов и верхних челюстей аммонитов из юрских и нижнемеловых отложений центральных районов европейской части России, включающих

Московскую синеклизу и Ульяновско-Саратовский прогиб. Впервые обнаружены и описаны аптихи, принадлежавшие аммонитам родов *Toricellites* (Kosmoceratidae, нижний келловей), *Peltoceras* (Peltoceratinae, верхний келловей), *Mirosphinctes* (Aspidoceratidae, верхний оксфорд) и *Kachpurites* (Craspeditidae, верхняя волга). В том числе впервые были найдены и описаны аптихи аммонитов из Москвы и Московской области. В соавторстве с В.В. Митта впервые описаны аптихи и верхние челюсти *Euryptychites* и *Siberites* (Polyptychitidae, нижний валанжин) а также *Kepplerites* и *Toricellites* (Kosmoceratidae, верхний бат). В соавторстве с М.А. Роговым впервые описаны аптихи представителей *Aulacostephanidae*, *Virgatitidae*, *Deshayesitidae* и *Laueitinae*. Была подтверждена принадлежность аптихов аптских *Sinzovia* к аптиховому типу челюстного аппарата. Также уточнено строение аптихов позднемелового семейства Placenticeratidae.

Впервые детально изучено с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) и описано строение кальцитовых пластин аптихов аммонитов *Mirosphinctes*, *Peltoceras*, *Perisphinctes* и *Binatisphinctes* и изучена микроструктура аптиов *Praestriptychus* и *Granulaptychus*. Впервые установлено проявление полового диморфизма в строении аптихов у аспидоцератид. Описано сложное строение верхней челюсти аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата.

Также автором в соавторстве с Д.Б. Гуляевым впервые были описаны челюсти ринхаптихового типа из средней юры (байос-бат) Северного Кавказа, что увеличило временной диапазон существования этих челюстей почти на 80 млн. лет. В соавторстве с В.В. Митта была описана крупная верхняя челюсть ринхаптихового типа из средней юры (байос) Карачаево-Черкессии, скорее всего принадлежавшая аммониту из подсемейства *Lytoceratina*. В соавторстве с В.Н. Комаровым впервые были описаны ринхолиты из оксфордских и кимериджских отложений Крыма, выделены новые паратаксоны.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты расширяют наши знания о строении и времени возникновения различных типов аммоноидных челюстей. Они позволяют уточнить образ жизни и особенности питания аммоноидов, обладавших этими челюстями, и дополняют имеющуюся информацию об их половом диморфизме. В практическом плане новые данные могут быть использованы для таксономического определения новых находок, в первую очередь юрских ринхолитов, конхорихнов и аптихов, а в некоторых случаях и для оценки возраста вмещающих их пород. Обобщенные данные о местонахождениях аптихов в Центральной России и Поволжье могут быть использованы для дальнейшего поиска этих окаменелостей.

Материал и методика исследований. Материалом для исследования стали коллекции, собранные автором в различных юрских разрезах Русской платформы, а также коллекции, переданные на изучение специалистами — палеонтологами М.А. Роговым, В.В. Митта, А.С. Алексеевым и любителями палеонтологии А.В. Ступаченко, В.И. Пологовым, В.А. Кутиным, А.С. Калашниковым, А.В. Лебедевым.

Находки челюстей ринхаптихового и анаптихового типов, переданные автору, происходят из местонахождений на реках Большой Зеленчук и Кубань в Карачаево-Черкессии (сборы В.В. Митта), разрезов Хурукра и Гуниб в Горном

Дагестане (сборы Д.Б. Гуляева, О.К. Хаписова).

Изолированные кальцитовые элементы челюстных аппаратов ринхаптихового типа (ринхолиты и конхоринхи), найденные в серии юрских разрезов Крыма были переданы автору Т.А. Артёмовой, В.И. Пологовым и А.П. Ипполитовым.

Также автором были изучены музейные коллекции, хранящиеся в Палеонтологическом музее им. Ю.А. Орлова; коллекция собранная Г. Койпом и хранящаяся в Баварском государственном музее палеонтологии и геологии, а также в Музее Естественной Истории в Мюнстере. Собранные автором образцы хранятся в коллекциях Геологического института РАН, Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова, Государственного геологического музея им. В. И. Вернадского и Научно-учебного музея Землеведения МГУ.

Для изучения элементов челюстного аппарата аммоноидей применялись современные и классические методики.

Защищаемые положения:

1. В кальцитовой пластине аптихов *Praestriptychus* и *Granulaptychus* (принадлежавших оксфордским *Perisphinctes* сем. *Perisphinctidae* и келловейским *Toricellites* сем. *Kosmoceratidae* соответственно), а также в аптихах келловейских *Peltoceras* (*Peltoceratinae*) и оксфордских *Mirosphinctes* (*Aspidoceratinae*) отсутствует тубулярный слой, присутствующий в аптихах *Laevaptychus* и *Lamellaptychus* и ранее считавшийся характерным для всех средне- и позднеюрских аптихов. Микро- и макроконхам в подсемействе *Aspidoceratinae* принадлежали аптихи с разной микроструктурой кальцитовой пластины: трехслойные, с пористым тубулярным слоем у макроконхов и однослойные, без тубулярного слоя на взрослой стадии развития у микроконхов.

2. Верхняя челюсть аптихового типа отличается от челюстей других цефалопод слабым соединением наружной и внутренней пластин (капюшона и рукоятки) челюсти и наличием пустотелой трубки-канала, сужающейся к острию челюсти и проходящей внутри объемной наружной пластины.

3. Ринхолиты аммоноидей отличаются от ринхолитов наутилид формой дорсальной стороны рукоятки — округлой у наутилид и треугольной у аммоноидей. Судя по времени появления аммоноидных ринхолитов в геологической летописи, ринхаптиховый тип челюстного аппарата у аммоноидей возникал дважды: в ранней (плинсбах) и в средней (аален) юре независимо в эволюционных линиях литоцератин и филлоцератин и на протяжении некоторого времени сосуществовал с анаптиховым типом.

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликованы 24 работы, из них 16 статей в журналах, входящих в список ВАК (в том числе 15 работ в международных журналах, входящих в WOS и Scopus) и 8 тезисов докладов и материалов конференций (из них 2 на английском языке). Результаты и основные положения диссертационной работы докладывались шесть раз: дважды (в 2017 и 2021 годах) на годовом собрании (научной конференции) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН «Палеострат», дважды (в 2018 и 2021 годах) на Всероссийском научном совещании "Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия", организованном Российской академией наук и Палеонтологическим институтом

им. А.А. Борисяка, а также на двух международных конференциях из цикла “Cephalopods – Present and Past” - в Цюрихе, Швейцария (2014) и Фесе, Марокко (2018).

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения и списка литературы, включающего 342 наименования, из них 266 на иностранных языках, а также приложения. Общий объем работы составляет 176 страниц. Содержит 3 текстовые таблицы, 70 рисунков (включая находящиеся в приложении).

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю, доктору геолого-минералогических наук, профессору РАН М.А. Рогову за деятельное участие и неоценимый вклад и переданный опыт при подготовке данной диссертационной работы. Также автор выражает искреннюю благодарность соавторам, совместные публикации с которыми легли в основу данного исследования: д.г.-м.н. В.В. Митта (ПИН РАН, Москва), д.г.-м.н. С.В. Наугольных (ГИН РАН, Москва), Д.Б. Гуляеву (Ярославль), Дж. Яхту (John W.M. Jagt, Музей Естественной истории Маастрихта. Нидерланды), Е.А. Яхт-Языковой (Университет г.Ополе, Польша), В.Н. Комарову (РГГУ им. С. Орджоникидзе, Москва). Автор также выражает признательность своим коллегам из лаборатории Стратиграфии фанерозоя ГИН РАН - В.А. Захарову, А.П. Ипполитову, Н.Г. Зверькову, О.А. Лутикову и Н.А. Лыкову за поддержку и содержательные дискуссии. Отдельное спасибо Р.А. Ракитову (ПИН РАН, Москва) за помощь при работе со сканирующим электронным микроскопом и микрофотографом. Автор искренне благодарен своей жене И.А. Смуровой за всестороннюю поддержку и за неоценимую помощь в фотографировании образцов. Огромное спасибо всем специалистам и любителям палеонтологии, которые передавали образцы для данного исследования и участвовали в совместных полевых выездах и дискуссиях: А.В. Ступаченко (Москва), И.А. Мелёшин (Биологический музей им. К.А. Тимирязева, Москва), Д.Б. Кучер (ГБОУ МДЭБЦ, Москва), А.С. Калашников, В.А. Кутин, А.В. Лебедев, Я.А. Николаев (Москва), Е.А. Пархоменко, Р.А. Гунчин, Ю.В. Зенина (Самара).

ГЛАВА 1. ЧЕЛЮСТНОЙ АППАРАТ СОВРЕМЕННЫХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ И ИСКОПАЕМЫХ АММОНОИДЕЙ.

Головоногие (Cephalopoda) – единственный класс моллюсков, все ныне живущие представители которого имеют великолепно развитый челюстной аппарат. Он состоит из двух челюстей (верхней и нижней) и расположенной между ними радулы. Каждая челюсть в свою очередь состоит из двух хитиновых пластин — наружной и внутренней, срастающихся вдоль передних краев. Передние концы челюстей заострены.

В деталях строение челюстей у представителей различных эволюционных линий современных головоногих несколько различается. В надотряде Octobrachia подкласса Coleoidea передние концы обеих челюстей (ростры) короткие и закругленные, в то время как в надотряде Decabrachia они заостренные и часто крючковидно изогнутые. Эти различия позволяют определять таксономическую принадлежность ископаемых находок челюстей. Также существуют различия в строении челюстей между представителями двух современных подклассов

головоногих — *Coleoidea* и *Nautiloidea*. Нижняя челюсть колеоидей имеет короткую и широкую наружную пластину, и более длинную внутреннюю пластину (Tanabe et al., 2015). У наутилоидей в нижней челюсти внутренняя пластина наоборот всегда короче внешней. Кроме того, у колеоидей, как современных, так и всех известных на сегодняшний день ископаемых, челюсти состоят исключительно из органического вещества (хитина), в то время как у наутилид передние части челюстей усилены кальцитовыми элементами. Заостренный стреловидный кальцитовый элемент верхней челюсти называется ринхолитом, более широкий и вогнутый кальцитовый элемент из нижней челюсти имеет название конхоринх (Saunders et al., 1978). Ринхолиты и конхоринхи хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и достоверно известны из мезозойских и кайнозойских отложений начиная со среднего триаса (Tanabe et al., 2015).

Аммоноидеи, подобно всем современным головоногим моллюскам, обладали великолепно развитым челюстным аппаратом. Разнообразие вариантов строения челюстей аммоноидей превосходит таковое у всех остальных известных головоногих, как современных, так и вымерших. К настоящему времени выделено пять основных типов челюстных аппаратов аммоноидей: нормальный, анаптических, аптиховый, ринхаптиховый и промежуточный (Tanabe et al., 2015;).

Аммоноидеи возникли в раннем девоне, в эмском веке (De Baets et al., 2013) и хотя уже в позднем девоне наблюдались некоторые различия в форме челюстей в разных подотрядах аммоноидей, в целом на протяжении позднего палеозоя и триаса их строение оставалось довольно консервативным. Нижняя челюсть имела широкую наружную пластину (как у наутилид, но без кальцитовых элементов), верхняя больше походила на верхнюю челюсть октобрахий.

Этот тип челюстного аппарата из-за сходства с челюстями других головоногих получил название «нормального» (Tanabe et al., 2015). В начале геттангского века ранней юры у аммонитов рода *Psiloceras* внутренняя пластина верхней челюсти разделилась на две отдельные боковые ветви. Такие челюсти было предложено относить к анаптиховому типу (Tanabe et al., 2015). Однако, стоит отметить, что исторически анаптихами называли нижние челюсти как палеозойских и триасовых, так и раннеюрских аммонитов, имеющие более или менее выпуклую форму и единую наружную пластину. Разделение анаптихов на нормальный и собственно анаптиховый тип — относительно недавнее нововведение.

В начале юры изменилось не только строение верхней челюсти: у части аммоноидей на поверхности нижней челюсти анаптихового типа начал формироваться известковый слой. Появление наружного минерализованного слоя было предвестником события, произошедшего в конце плинсбахского века ранней юры, которое в значительной степени определило ход эволюции мезозойских аммоноидей: в семействе *Hildoceratidae* (подсемействе *Protogrammoceratinae*) возник аптиховый тип челюстного аппарата — самый необычный не только среди челюстных аппаратов аммоноидей, но и среди головоногих вообще (Engeser, Keupp, 2002). Нижняя челюсть этого типа разделена на две зеркально-симметричные створки, соединенные при жизни моллюска гибкой связкой-симфизисом, и снаружи, как правило, покрытые кальцитовыми пластинками (аптихами). На протяжении юры и мела челюсти аптихового типа (характерные

для представителей подотрядов *Ammonitina* и *Ancyloceratina*) постоянно эволюционировали, изменялись их форма, пропорции и что особенно важно — микроструктура кальцитовых пластин.

В некоторых эволюционных линиях аммонитов в меловом периоде парные аптихи, разделенные связкой-симфизисом, заново срослись в единую структуру, напоминающую предковый тип челюсти — анаптих. У позднемеловых представителей глубоководного надсемейства *Desmoceratoidea* половинки-аптихи срослись вместе настолько крепко, что было предложено выделить такие челюсти в отдельный тип челюстного аппарата - «промежуточный» (Tanabe et al. 2015).

Еще один тип челюстного аппарата — ринхаптиховый, характерный для представителей подотрядов *Lytoceras* и *Phylloceras*, возник в ранней юре. Этот тип челюстного аппарата характеризуется наличием заостренных кальцитовых элементов — ринхолитов (в верхней челюсти) и конхоринхов (в нижней), сходных с таковыми у наутилид, но отличающимися в деталях строения (Mironenko et al., 2022).

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

Историю изучения челюстного аппарата аммоноидей можно условно разделить на два этапа или периода: первый продолжался до того, как была установлена связь соответствующих окаменелостей с челюстями аммоноидей (с начала XVIII века по конец 60-х годов XX века), а второй начался после этого и длится по сей день. В ходе первого этапа, несмотря на то, что исследователи не понимали истинную природу изучаемых ими окаменелостей, и считали их остатки как двусторчатых моллюсков, усоногих раков или даже клювов птиц, был накоплен огромный объем информации, касающийся строения различных элементов челюстного аппарата и их стратиграфического распространения. Была сформирована терминология и искусственная систематика, которая до сих пор активно используется (Till, 1906, 1907, 1911; Trauth, 1927, 1930, 1936, 1937). В ходе второго этапа, изучение строения челюстных элементов вышло на новый уровень благодаря появлению современных технических средств (СЭМ, томограф, неразрушающие методы химического анализа), также большое внимание стало уделяться функциям различных элементов челюстей и челюстного аппарата в целом и механизму роста и формирования челюстей. Кроме того, челюсти приобрели таксономическое значение — теперь они помогают палеонтологам уточнить сложные моменты эволюции аммоноидей (Engeser, Keupp, 2002; Rogov, Mironenko, 2016).

ГЛАВА 3. АПТИХОВЫЙ ТИП ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА

3.1. Нижняя челюсть аптихового типа

Нижняя челюсть аптихового типа состоит из двух зеркально-симметричных половинок, именуемых аптихами. Наружная поверхность органической части аптихов обычно покрыта кальцитовыми пластинами (аптихи *sensu stricto*) имеющими различные толщину, строение и наружную скульптуру. В некоторых случаях пластины могут быть очень тонкими или даже отсутствовать. В течение долгого времени аптихи считались защитными крышечками аммонитов, однако в настоящее время практически общепринятой является гипотеза о двойной

функции аптихов: во время питания они использовались в качестве нижней челюсти, а в момент опасности закрывали просвет жилой камеры подобно крышечке (Захаров, 1979; Dzik, 1981; Lehmann, Kulicki, 1990).

В большинстве публикаций древнейшие находки аптихов датируются нижним тоаром (Engeser, Keupp, 2002; Tanabe et al., 2015), однако есть заслуживающие доверия упоминания и изображения находок аптихов из верхов плинсбаха Италии (Fucini, 1935), Канады (Thomson, Smith, 1992; Clapham et al. 2001) и Японии (Hayami, 1961). Древнейшие аптихи принадлежали аммонитам семейства Hildoceratidae. Самые молодые находки аптихов известны из основания датского яруса палеогена в Нью-Джерси, США, они принадлежали гетероморфным аммонитам *Eubaculites* и *Discoscaphites*, чьи раковины были встречены вместе с ними (Landman et al., 2012).

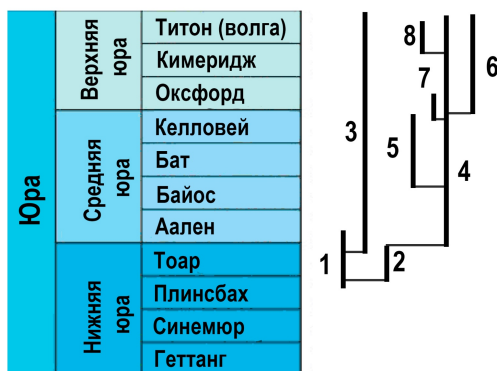


Рисунок 1. Стратиграфическое распространение и филогенетические связи основных типов аптихов в юре. 1 — *Cornaptychus* (Hildoceratidae), 2 — *Laevicornaptychus* (Hildoceratidae), 3 — *Lamellaptychus* (Haploceratoidea), 4 — *Praestriaptychus* (Perisphinctoidea), 5 - *Granualptychus* и *Kosmogranulaptychus* (Kosmoceratidae), 6 - *Laevaptychus* и “*microlaevaptychus*” (Aspidoceratinae), 7 — “*peltaptychus*” (Pletoceratinae), 8 — *Strigogranulaptychus* (Lithacoceratinae).

Аптихи на протяжении своей эволюции постоянно изменялись, строение их кальцитового слоя и скульптура его поверхности усложнялись. Так как часто аптихи захоранивались отдельно от раковин своих обладателей, для удобства их изучения Траутом была разработана паратаксономическая классификация, с некоторыми дополнениями и изменениями использующаяся по сей день (Trauth, 1927, 1930, 1936, 1937, 1938; Moore, Sylvester-Bradley, 1957; Кузина, 1962). Эта классификация в настоящее время включает в себя примерно полтора десятка паратаксонов родового ранга, соответствующих основным типам аптихов.

Схематично эволюционные изменения аптихов в юре, основные паратаксоны юрского возраста и их филогенетические связи показаны на рис. 1, более подробное описание дано в таблице 1.

Таблица 1. Основные типы юрских аптихов и их стратиграфическое распространение.

Тип аптиха и его обладатели	Возраст	Описание
<i>Cornaptychus</i> Семейства Hildoceratidae, Graphoceratidae, Hammatoceratidae, Sonniniidae	Плинсбах — аален (?)	Узкие вытянутые аптихи с ребристой поверхностью и складкой вдоль соединительного края, кальцитовая пластинка тонкая.
<i>Laevicornaptychus</i> Семейство Hildoceratidae	Плинсбах — тоар	Узкие вытянутые аптихи с гладкой поверхностью, кальцитовая пластинка тонкая.
<i>Lamellaptychus</i> Надсемейство Haploceratoidea (Haploceratidae, Strigoceratidae, Opelliidae)	Тоар - коньяк	Узкие вытянутые аптихи с ребристой и иногда пористой поверхностью, существует множество вариантов скульптуры. Кальцитовая пластинка толстая, с тубулярным слоем.
<i>Praestriaptychus</i> Большая часть надсемейств Stephanoceratoidea, Perisphinctoidea и их потомки.	Тоар/аален -маастрихт	Как широкие, так и относительно узкие аптихи с гладкой или слабо ребристой поверхностью. Кальцитовая пластинка очень тонкая, у некоторых форм возможно полностью отсутствовала.
<i>Laevaptychus</i> Макроконхи Aspidoceratinae	Келловой - берриас	Широкие аптихи с гладкой или пористой поверхностью. Кальцитовая пластинка очень толстая, с хорошо развитым тубулярным слоем.
<i>Granulaptychus</i> Garantianinae, Kosmocerotidae	Байос — келловой (?)	Относительно широкие аптихи, кальцитовая пластинка тонкая, ее поверхность покрыта бугорками-гранулами.
<i>Kosmogranulaptychus</i> Семейство Kosmocerotidae	Бат - келловой	Относительно широкие аптихи, кальцитовая пластинка тонкая, ее поверхность покрыта бугорками-гранулами.
<i>Strigogranulaptychus</i> Подсемейство Lithacoceratinae	Кимеридж -титон	Относительно широкие аптихи, кальцитовая пластинка тонкая, ее поверхность покрыта бугорками-гранулами.
« <i>Microlaevaptychus</i> » Микроконхи Aspidoceratinae	Келловой - берриас	Аптихи умеренной ширины, довольно толстые, с гладкой или слабо волнистой поверхностью. Кальцитовая пластинка состоит в основном из микропористого кальцита, тубулярного слоя нет.
« <i>Peltaptychus</i> »	Келловой -	Широкие аптихи с довольно толстой

Макроконхи <i>Peltoceratinae</i>	оксфорд	кальцитовой частью, поверхность которой покрыта тонкими бороздами. Кальцитовая пластинка из монолитного кальцита.
-------------------------------------	---------	---

На территории Центральной России и Поволжья аптихи встречаются в юрских разрезах начиная с верхнего бата и заканчивая верхней волгой. В настоящее время в этих регионах известно как минимум 25 разрезов юрских отложений, содержащих аптихи. Особое значение в контексте данного исследования имеют находки аптихов из нижнего келловея разреза Починки в Нижегородской обл., верхнего келловея карьера «Михайловцемент» в Рязанской обл., а также верхнего оксфорда разрезов Михаленино в Костромской обл. и Рыбаки в Московской обл., микроструктура кальцитовой пластины которых была впервые подробно изучена автором (Mironenko, 2018, 2021; Mitta, Mironenko, 2021).

До сих пор строение кальцитового слоя в разных типах аптихов было исследовано крайне неравномерно: микроструктура толстых морфотипов (*Laevaptychus* и *Lamellaptychus*) была описана в десятках работ, тонкие же морфотипы (*Praestriaptychus*, *Granulaptychus*) оставались неизученными. Также оставались неизученными редко встречающиеся аптихи, к примеру принадлежавшие *Mirosphinctes* и *Peltoceras*.

Ранние типы аптихов (*Cornaptychus* и *Laevicornaptychus*) имеют однослойные кальцитовые пластины, состоящие из монолитного кальцита (Farinacci et al., 1976). У произошедшего от *Cornaptychus* типа *Lamellaptychus* строение уже более сложное. У них на ранних стадиях роста пластина аптиха состоит из двух слоев кальцита примерно одинаковой толщины: нижнего однородного и верхнего ламеллярного и ребристого. Но по мере роста аптиха, начиная с длины около 4 мм, между ними возникает тубулярный слой, перфорированным вертикальными каналами, его толщина быстро увеличивается (Farinacci et al., 1976). Принципиально сходное строение имеет еще один более поздний юрский морфотип — *Laevaptychus*. Кальцитовая пластина этого типа аптихов состоит из очень тонкого нижнего или базального слоя (соприкасавшегося с органической частью аптиха), затем идет толстый тубулярный слой, который перекрывается тонким покровным ламеллярным слоем (Zittel, 1868; Farinacci et al., 1976).

Автором данной работы была изучена микроструктура следующих аптихов: *Praestriaptychus*, *Granulaptychus* (*Kosmogranulaptychus*), «*Microlaevaptychus*» (аптихи *Mirosphinctes*) и «*Peltaptychus*» (аптихи *Peltoceras*). Результаты исследования и СЭМ-снимки срезов кальцитовой пластины аптихов приведены в работах Mironenko, 2018, 2021, Mitta, Mironenko, 2021, а также в тексте диссертации. Коротко информация обобщена в таблице 2, СЭМ-снимки нескольких кальцитовых пластин приведены на рис.2.

Результаты изучения кальцитовой пластины аптихов *Mirosphinctes* свидетельствуют принципиальной разнице в строении аптихов взрослых половых диморфов в подсемействе *Aspidoceratinae*, заключающаяся в наличии толстого тубулярного слоя в аптихах макроконхов (*Laevaptychus*) и его отсутствии в аптихах микроконхов. Это первое свидетельство полового диморфизма в строении кальцитовых элементов челюстного аппарата аммоноидей.

Таблица 2. Строение кальцитовой пластины аптихов

Тип аптиха, обладатели и возраст	Описание
Praestriptychus Сем. Perisphinctidae: <i>Binatisphinctes</i>, зона <i>Athleta</i> верхнего келловея и <i>Perisphinctes</i>, зона <i>Alternoides</i> верхнего оксфорда	Кальцитовая пластина аптиха состоит из двух слоев. Толстый внутренний слой образован монолитным кальцитом. Толщина слоя в центральной части аптиха - 150 мкм. Внешний слой с шероховатой поверхностью очень тонкий: около 5–8 мкм.
Granulaptychus (Kosmogranulaptychus) Сем. Kosmocerotidae: <i>Torricelites</i>, зона <i>Subpatruus</i>, нижний келловей и <i>Kosmoceras</i>, зона <i>Coronatum</i>, средний келловей.	Кальцитовая пластина аптиха состоит из двух слоев. Толстый внутренний слой образован монолитным кальцитом, на изученных образцах местами растрескавшимся. Толщина слоя в центральной части аптиха - 120 мкм. Внешний слой с шероховатой поверхностью очень тонкий: около 1–3 мкм, но местами образует бугорки высотой 100-120 мкм
«Microlaevaptychus» Микроконхи Aspidoceratinae: <i>Mirosphinctes</i>, зона <i>Serratum</i>, верхний оксфорд.	Кальцитовая пластина аптиха однослойная, состоит из микропористого кальцита. Толщина варьирует от 300 мкм в центральной части до 600 мкм у переднего края аптиха. Апикальная часть у всех изученных образцов сильно растворена и несет регулярные ряды ямок.
«Peltaptychus» Макроконх Peltoceratinae: <i>Peltoceras</i>, зона <i>Lamberti</i>, верхний келловей.	Кальцитовая пластинка состоит из одного слоя монолитного кальцита, имеющего толщину 700 мкм. Поверхность пластинки покрыта бороздами глубиной 150 мкм, которые разбивают ее на отдельные широкие ребра, сливающиеся друг с другом и разветвляющиеся.

Микроструктура аптихов *Praestriptychus* позволяет уточнить некоторые вопросы, связанные с эволюцией мезозойских аммонитов. Большинство исследователей, изучавших вопрос появления аптихов, предполагали, что аптиховый тип возник однократно в семействе Hildoceratidae (см. Engeser, Keupp, 2002). Это подтверждается большинством филогенетических схем, в основании которых лежит строение лопастной линии раковины аммоноидей: согласно им, аммониты с аптиховым типом челюстного аппарата имеют общее происхождение (Donovan et al. 1981; Page, 1996).

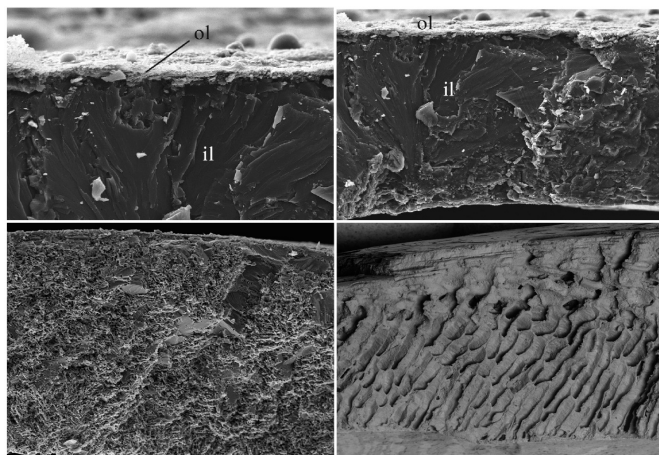


Рисунок 2. Микроструктура кальцитовой пластины *Praestriaptychus* (вверху), и половых диморфов *Aspidoceratinae*: *Mirosphinctes* (слева внизу) и *Aspidoceras* (справа внизу).

Однако, есть и другие филогенетические схемы, согласно которым часть аммонитов подотряда *Ancyloceratina*, обладавшие аптихами, являются потомками литоцератин либо филлоцератин, никогда аптихов не имевших (Arkell et al., 1957; Михайлова, Барабошкин, 2009). Согласно этим схемам, аптихи должны были возникнуть независимо у части меловых анцилоцератин. И.Крута с соавторами изучили микроструктуру кальцитового слоя аптихов, принадлежавших меловым *Ancyloceratina* и показали, что кальцитовая пластина этих образцов состоит из двух слоев кальцита и не имеет тубулярного слоя (Kruta et al., 2009). Поскольку на момент проведения данного исследования из позднеюрских аптихов строение кальцитового слоя было известно только у *Laevaptychus* и *Lamellaptychus* у которых тубулярный слой присутствует, эти исследователи предположили, что данный слой является признаком всех позднеюрских аптихов, а следовательно, меловые аптихи, его не имеющие, возникли независимо от юрских. Однако показанное автором отсутствие тубулярного слоя у престриаптихов опровергает эти предположения и подтверждает филогенетические схемы, согласно которым предками большинства меловых гетероморфов являются перисфинктоидеи, обладавшие престриаптихами.

3.2. Верхняя челюсть аптихового типа

Верхние челюсти аммонитов, обладавших аптиховым типом челюстного аппарата, были описаны более ста лет назад (Meek, Hayden, 1864), но до самого недавнего времени их строение оставалось практически неизученным. У всех головоногих моллюсков, как современных, так и ископаемых, верхние челюсти состоят из двух пластин — наружной (ее называют капюшоном) и внутренней (рукоятки). У аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата рукоятка верхней челюсти состоит из двух симметричных латеральных пластин. Ни у

каких других головоногих подобное строение верхней челюсти не известно.

Находки таких характерных внутренних пластин верхней челюсти довольно многочисленны в юрских и меловых отложениях (Mironenko, Mitta, 2023; Mironenko et al., 2024). Однако, у большинства таких находок отсутствует наружная пластина - капюшон. При этом, на некоторых снимках верхних челюстей аммонитов наружные пластины или их фрагменты хорошо видны (Lehmann, 1970, 1972; Wiplich, 2005; Kruta et al., 2011).

Исследования, проведенные автором, показали, что причина странного отсутствия наружной пластины у многих образцов кроется в необычном устройстве сочленения пластин в верхней челюсти аммонитов (Мироненко, 2014). Если у наутилид и колеоидей пластины плотно срастаются вдоль переднего края, так, что границу между ними можно наблюдать только при помощи СЭМ (Liu et al., 2015), то у аммонитов пластины соединялись при помощи дополнительной органической прослойки, имеющей форму галстука-бабочки и расположенной между передней частью рукоятки и задней частью капюшона. Эта связь часто распадалась после смерти животного (Мироненко, 2014).

Необычность строения верхних челюстей аммонитов не ограничивается нетипичным для головоногих способом соединения пластин: строение наружных пластин (капюшонов) в этих челюстях также совершенно уникально. Эти капюшоны сами состоят из двух пластин (верхней и нижней) между которыми заключена пустотелая трубка (см. Keupp, Mitta, 2013: figs. 25,26; Мироненко, 2021: рис.1). В задней части капюшона трубка резко расширяется, образуя каплевидное вздутие, а в передней сужается, открываясь наружу прямо под острием челюсти. Поверхность трубки покрыта низкими продольными ребрами (Мироненко, 2021: рис.1). На хорошо сохранившихся образцах видно, что изначально полость вокруг трубки, образованная двумя пластинами капюшона, была заполнена ажурной губчатой тканью, расходившейся от продольных ребер трубки. Так как внешние поверхности пластин часто плотно сцепляются с субстратом, такие челюсти обычно раскалываются и обнажают трубку (рис.3).

Тот факт, что эти находки являются наружными пластинами верхней челюсти аммонитов доказывается тем, что на их задней части расположены такие же парные субтреугольные области, образующие очертания галстука-бабочки, как и на передней части внутренних пластин аммонитовых верхних челюстей (отпечаток соединительной области). В некоторых случаях из-за деформации челюстей они просвечивают и на передней части клювов.

Пустотелая трубка, расположенная внутри капюшона и имеющая каплевидное расширение в задней части не могла использоваться в качестве ребра жесткости для укрепления клюва, и скорее всего ее единственной функцией была доставка яда к телу добычи в момент укуса. Яд вполне обычен для современных головоногих, они используют его для охоты, самозащиты и даже для наружного пищеварения (Whitelaw et al., 2020; Kasugai et al., 2004). Для аммонитов, подвижность которых ограничивалась наружной раковиной, яд был бы очень удобен. Особое значение яд мог иметь для аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата, в котором нижняя челюсть вследствие компромисса между челюстной и защитной функциями не была пригодна для крепкого захвата или для разрывания тканей добычи.

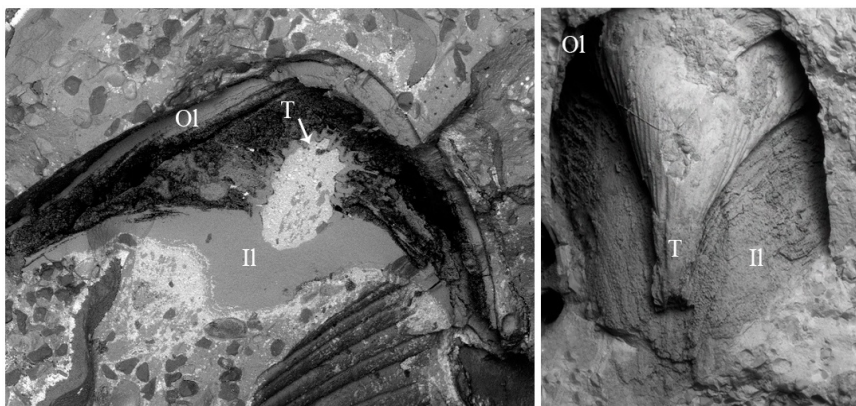


Рисунок 3. Трубка внутри верхней челюсти, СЭМ-снимки автора. На левом снимке видно поперечное сечение челюсти, на правом вид сверху. *Ol* – верхняя пластина капюшона, *il* – нижняя, *T* — трубка.

Если допустить, что разделение внутренней пластины верхней челюсти на две латеральные ветви было связано с формированием крупной ядовитой железы позади нее, то представляется логичным, что яд возник у аммонитов еще на стадии анаптического типа челюстного аппарата в ранней юре. Самые древние образцы челюстей с трубками известны на сегодняшний день датируются верхним бато́м. Однако предки юрских *Cardioceratidae* и меловых *Polyptychitidae* (в обоих семействах найдены челюсти с трубкой) разошлись в аалене. Следовательно, специализированный аппарат для доставки яда возник либо одновременно с появлением аптихов в конце плинсбаха, либо уже у аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата в конце тоара-начале аалена.

ГЛАВА 4. РИНХАПТИХОВЫЙ ТИП ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА

По форме нижние челюсти ринхаптического типа мало отличаются от анаптихов и нижних челюстей базального для аммоноидей нормального типа: они имеют выпуклую наружную пластину и довольно выраженную, но все же более короткую внутреннюю пластину. Отличие ринхаптихов от других типов челюстей заключается в том, что в их острие, в области срастания центральных частей внутренней и наружной пластин, располагается кальцитовый элемент — конхоринх. Практически аналогичное строение имеют и нижние челюсти современных наutilus.

Верхняя челюсть аммоноидей ринхаптического типа также содержит заостренный кальцитовый элемент. По аналогии с такими же кальцитовыми элементами верхней челюсти современных наutilus, он называется ринхолитом. Ринхолиты и у наutilus и у аммоноидей более массивные, чем конхоринхи, и в ископаемом состоянии в качестве изолированных находок встречаются значительно чаще последних. Поскольку принадлежность абсолютного большинства этих изолированных находок является предметом долгих споров, для их классификации, как и для аптихов, используются паратаксоны. Число паратаксонов, признаваемых разными авторами, варьирует в диапазоне от

полудюжины до нескольких десятков (таблица 3).

Таблица 3. Стратиграфическое распространение паратаксонов ринхолитов и конхоринхов.

Таксон	Время существования	Принадлежность
Ринхолиты		
<i>Akidocheilus</i>	Аален — апт (?)	Аммоноидеи
<i>Gonatocheilus</i>	Байос — апт (?)	Аммоноидеи
<i>Hadrocheilus</i>	Плинсбах - маастрихт	Аммоноидеи
<i>Leptocheilus</i>	Байос — ?	Аммоноидеи
<i>Mesoecheilus</i>	Аален — ?	Аммоноидеи
<i>Palaeoteuthis</i>	Байос — апт (?)	Аммоноидеи
<i>Rhyncholites</i>	Анизий - современность	Наутилиды
<i>Rhynchoteuthis</i>	Плинсбах - маастрихт	Аммоноидеи
<i>Scaptorrynchus</i>	Миоцен - ?	Наутилиды
<i>Acutobeccus</i>	Эоцен - ?	Наутилиды
Конхоринхи		
<i>Conchorhynchus</i>	Анизий - современность	Наутилиды
<i>Tillicheilus</i>	Байос (?) - маастрихт (?)	Аммоноидеи

Долгое время целые челюсти ринхаптихового типа были известны только из верхнего мела Хоккайдо и Сахалина (Tanabe, Landman, 2002), лишь недавно они были описаны из нижнего мела Крыма (Mironenko, Rogov, 2018) и средней юры Северного Кавказа (Mironenko, Gulyaev, 2018; Митта, Мироненко, 2024). Однако из более древних отложений (начиная со среднего триаса) известны изолированные находки ринхолитов и конхоринхов. Поскольку похожие элементы присутствуют в челюстях наутилид, вопрос о принадлежности тех или иных находок аммоноидеям или наутилидам является предметом длительных дискуссий.

Сложным вопросом, который пытались решить на протяжении всего XX века, является установление связи паратаксонов ринхолитов и конхоринхов с теми или иными группами головоногих моллюсков. В.Н. Шиманский в 1949 году был, по-видимому, первым, кто выдвинул предположение, что некоторые ископаемые ринхолиты принадлежали аммоноидеям (Шиманский, 1949). В настоящее время установлено, что триасовые и кайнозойские ринхолиты рода *Rhyncholites* и соответствующие им конхоринхи *Conchorhynchus*, принадлежали наутилидам (Riegraf, Moosleitner, 2010). Среди аммоноидей ринхаптихи были характерны для двух подотрядов: *Phylloceratina* и *Lytoceratina* и они возникли независимо в этих

эволюционных линиях (Tanabe et al., 2015).

Автором были разработаны наборы критериев, позволяющие отличать изолированные ринхолиты и конхоринхи аммоноидей от аналогичных структур наutilus. В случае ринхолитов решающее значение имеет форма дорсальной стороны рукоятки, которая при жизни моллюска была укреплена внутри органической части челюсти. У аммоноидей она всегда имеет субтреугольную форму и является вогнутой либо плоской, что соответствует форме передней части внутренней пластины верхней челюсти. У наutilus же она более округлая и всегда выпуклая (рис.4).



Рисунок 4. Различия в форме рукоятки аммоноидных и наutilus-ринхолитов. Слева — *Gonatocheilus* с треугольной дорсальной частью рукоятки (аммоноидный ринхолит), справа — *Rhyncholites* с округло-выпуклой дорсальной частью рукоятки (наutilus-ринхолит). Фото из Souquet et al. 2024 с изменениями.

При этом форма капюшона (наружной части ринхолита) зачастую демонстрирует конвергентное сходство и не является определяющим признаком для различия таксономической принадлежности ринхолита. В случае конхоринхов важнейшим признаком является тип соединения капюшона и рукоятки. В челюстях наutilus эти два элемента сливаются так, что граница между ними практически не видна, в то время как у аммоноидей они всегда соединены настолько слабо, что могут захораниваться отдельно, и граница между ними заметна всегда (Mironenko, Rogov, 2018). Кроме того кальцит капюшона и рукоятки у аммоноидей как правило отличается по цвету, чего никогда не наблюдается у конхоринхов наutilus (Mironenko et al., 2022).

Судить о времени появления ринхаптихового типа и о ходе его эволюции можно по находкам целых челюстей и по изолированным кальцитовым элементам, которые теперь можно однозначно связать с аммоноидеями.

Древнейшие на сегодняшний день находки челюстей ринхаптихового типа (как нижних так и верхних) происходят из байосских отложений Северного Кавказа (Mironenko, Gulyaev, 2018; Mitta, 2024; Митта, Мироненко, 2024). В байосе ринхаптихи уже присутствовали как у филоцератин (Mironenko, Gulyaev, 2018), так и у литоцератин (Митта, Мироненко, 2024).

Древнейшие находки изолированных ринхолитов, которые благодаря

субтреугольной и вогнутой форме дорсальной части рукоятки несомненно принадлежали аммоноидеям, датируется первой половиной плинсбаха (Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995). Тогда появились массивные и довольно крупные ринхолиты *Hadrocheilus*. Судя по этим находкам, ринхаптиховый тип челюстей впервые возник в раннем плинсбахе. В начале средней юры, в аалене, возник новый морфотип аммоноидных ринхолитов, представителей которого относят к родам *Acidocheilus* и *Mesocheilus* (в байосе от них произошли *Gonatocheilus* и *Palaeoteuthis*). Эти ринхолиты отличаются более изящной формой и меньшими размерами. Принимая во внимание соотношение размеров раковин юрских литоцератин и филлоцератин, а также их численность в изученных разрезах байосского возраста, логично предположить, что более крупные ринхолиты *Hadrocheilus* скорее всего принадлежали литоцератам, и у них ринхаптиховый тип челюсти возник в плинсбахе, а более мелкие и изящные ринхолиты, появившиеся в аалене, были характерны для филлоцератин, в целом имевших раковины меньшего размера. При этом необходимо отметить, что даже на границе байоса и бата у части литоцератин еще сохранялись анаптихи (Mironenko, Gulyaev, 2018).

В конце 80-х начале 90-х было опубликовано несколько работ, в которых к ринолитам и конхоринхам были отнесены кальцитовые кончики челюстей нижнеаптского аммонита *Aconeceras* (*Sinzovia*) из Поволжья (Kulicki et al., 1988). Этот род относится к надсемейству *Haploceratoidea*, для которого характерен аптиховый тип челюстного аппарата с аптихами *Lamellaptychus* (Trauth, 1938; Engeser, Keupp, 2002) и недавние исследования их челюстей показали, что они несомненно относятся к аптиховому типу и отнесение их к ринхаптикам ошибочно (Rogov, Mironenko, 2016).

После байосского века средней юры новых морфотипов родового ранга уже не возникало, однако появлялись различные варианты (формальные подрода и виды) уже существовавших ринхолитов, что свидетельствует о различных адаптациях и экологической специализации их обладателей. Хотя несомненно появление ринхаптихового типа в целом было связано с переходом к специализированной duroфагии (питанию хорошо защищенной добычей). Об этом говорят следы износа и царапины от твердых частиц пищи, обнаруженные автором на внутренней поверхности конхоринхов нижнемеловых аммоноидей (Mironenko, Rogov, 2018). Однако разнообразие форм аммоноидных ринхолитов свидетельствует о разной специализации их обладателей. Так, мощные и толстые *Hadrocheilus* наверняка использовались для раскалывания толстых раковин и панцирей, подобно ринхолитам современных наutilus. А вот некоторые варианты родов *Acidocheilus* и *Gonatocheilus*, имеющие изящные заостренные кончики, скорее всего использовались для пробивания прочных но эластичных покровов, к примеру, чешуи рыб.

ГЛАВА 5. АНАПТИХОВЫЙ ТИП ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА

Исторически название «анаптихи» закрепилось за всеми челюстями аммоноидей, имеющими широкую, не разделенную на отдельные створки нижнюю челюсть и не имеющую кальцитовых элементов. Такие челюсти были у аммоноидей начиная с девона. Однако недавно на основании строения верхней челюсти был выделен новый тип челюстного аппарата, названный

«нормальным», и в него были включены все аммоноидные челюсти до конца триаса включительно (Tanabe et al., 2015). Таким образом, в настоящее время считается, что анаптиховый тип челюстного аппарата возник в начале юры, первыми его обладателями были геттангские *Psiloceras* (Tanabe et al., 2015).

Верхняя граница существования анаптихового типа в настоящее время достоверно не определена. Среди аммонитин последние носители анаптихов вымерли во второй половине тоара. Однако в средней юре анаптихи сохранялись у части литоцератин, и, возможно, филлоцератин (Mironenko, Gulyaev, 2018; Мироненко, Митта, 2020). Самые молодые находки достоверных анаптихов (Рис. 65), которые принадлежали представителям *Lytocerotina* или *Phyllocerotina*, известны из верхней юры Европы (Lehmann, 1980; Schweigert et al., 2016).

Большинство анаптихов имеет ровный слабо заостренный передний конец. Однако в нижней челюсти крупного *Lytoceras (Dinolytoceras) zhivagoi* из пограничных отложений байоса-бата Дагестана в передней части челюсти была обнаружена органическая структура, образованная утолщением внутренней пластины нижней челюсти и очень похожая по форме на конхоринх (Mironenko, Gulyaev 2018:fig.4). Этот органический конхоринх выступает наружу через щель в передней части наружной пластины. У триасовых нижних челюстей и большей части нижнеюрских анаптихов нет ни такого выреза в наружной пластине, ни органического конхоринха (Захаров, 1974; Дагис, Дагис, 1975; Keupp, 2000). Нет его и у более древних палеозойских форм (Mironenko, Naugolnykh, 2022).

Скорее всего анаптихи с такими органическими конхоринхами были промежуточным этапом для возникновения ринхаптихового типа челюсти. Сначала происходило разрастание внутренней пластины нижней челюсти и формировался прочный заостренный элемент, и только затем происходила его кальцификация. Изначально этот выступ способствовал усилению челюсти, делал ее более прочной, а укус — более сильным. Интересно, что независимо подобная же структура возникла и в аптихах аммонитов семейства *Placenticeratidae*, которые, таким образом, оказались конвергентно сходны с анаптихами.

Изменения в форме рукоятки верхней челюсти анаптихового типа вполне могло быть связано с формированием ядовитой железы, в дальнейшем получившей свое развитие в челюсти аптихового типа. Таким образом в начале юры модификации анаптихов сделали возможным появление двух новых типов челюстных аппаратов аммоноидей.

ГЛАВА 6. ЭВОЛЮЦИЯ РАДУЛЫ АММОНОИДЕЙ

Радула головоногих моллюсков представляет собой узкую ленту, расположенную в ротовой полости (своеобразный аналог языка), которая покрыта рядами хитиновых зубчиков и пластинок. У всех аммоноидей с нормальным и анаптиховым типами челюстей начиная с карбона и до тоарского века ранней юры каждый зубчик радулы имеет только одну вершину. Однако начиная с тоара появляются находки радулы нового типа: это гребенчатая радула, каждый зубчик которой имеет несколько вершин. Такие находки характерны для аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата.

Г. Койп с соавторами предположили, что именно появление гребенчатой радулы, более эффективной для перетирания пищи, освободило нижнюю челюсть от части ее основных функций, связанных с питанием, и позволило ей стать одновременно защитной крышечкой (Keupp et al., 2016).

К сожалению, до сих пор не известно ни одной находки радулы у аммонитов с ринхаптиховым типом челюстного аппарата (Kruta et al., 2015; Keupp et al., 2016) и остается непонятным, как выглядела радула у представителей *Lytocerotina* и *Phylloceratina*: сохранялась ли у них простая однобугорчатая радула, характерная для их предков, либо в строении зубчиков и у них тоже происходили какие-то изменения.

ГЛАВА 7. ПРИЧИНЫ И НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА АММОНОИДЕЙ В ЮРСКОМ ПЕРИОДЕ

В юрском периоде возникли три из пяти основных типов челюстных аппаратов аммоноидей: анаптиховый, аптиховый и ринхаптиховый, причем появление всех трёх пришлось на раннюю юру. В дальнейшем на протяжении юрского периода происходило динамичное развитие аптихов и ринхаптихов, выражавшееся в усложнении их кальцитовых элементов. Вероятнее всего основной причиной этих изменений стало явление, широко известное под термином «Мезозойская морская революция» (Vermeij, 1977). Это совокупность факторов, которые привели к значительному усложнению морских экосистем и росту хищничества, в первую очередь выражавшемся в увеличении числа мобильных хищников-дурофагов. Аммониты в ходе этого процесса столкнулись как с ростом давления хищников, так и с конкуренцией со стороны позвоночных (в первую очередь рыб) и других головоногих. Ответом на это и стали изменения в строении челюстного аппарата аммоноидей.

Так, появление в нижней челюсти аммоноидей анаптихового типа органической конхоринхоподобной структуры должно было увеличивать прочность челюсти и силу укуса и наверняка позволило аммоноидеям расширить спектр доступной им добычи. Последующая минерализация этой структуры и появление минерализованного кончика верхней челюсти (то есть возникновение ринхаптихового типа челюстного аппарата) позволили аммоноидеям стать хищниками-дурофагами. Также возрастающая конкуренция за добычу могла привести к появлению яда и в дальнейшем к формированию специального механизма его доставки, что отразилось на строении верхней челюсти аптихового типа. Изменения же нижней челюсти аптихового типа были вызваны необходимостью защиты от давления новых хищников.

В дальнейшем, по-видимому в ответ на адаптации хищников к преодолению появившейся защиты, наружный минерализованный слой аптихов стал увеличиваться в толщину. По-видимому, именно появление аптихового типа челюстей позволило аммонитам сохраниться в высококонкурентных континентальных морях, изобиловавших хищниками. В океанах ситуация была иная и там процветали обладатели ринхаптихов (*Phylloceratina* и *Lytocerotina*), а переселившиеся туда в мелу потомки перисфинктоидей *Desmoceratoidea* быстро утратили аптихи.

Исходя из сказанного выше логично предположить, что не только быстрая адаптация формы раковины к изменяющимся условиям делала аммоноидей самой успешной группой головоногих моллюсков в мезозое, но и эволюционная гибкость их челюстного аппарата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Юрский этап эволюции аммоноидей в плане изменения их челюстного аппарата был важнейшим в истории этой группы головоногих моллюсков. В ранней юре возникли три новых типа челюстных аппаратов: анаптиховый, аптиховый и ринхаптиховый, и именно это обеспечило процветание аммонитов на протяжении юры и мела. Появление новых типов челюстей позволило не только расширить занимаемые аммоноидеями экологические ниши (например, появление ринхаптихов сделало возможной специализированную duroфагию), но и, благодаря появлению аптихов с их защитной функцией, спасло аммонитов, обитавших в мелководных морях от вымирания под давлением новых хищников и позволило им до самого конца мела населять эти опасные, но высокопродуктивные экосистемы.

Исследования кальцитовых пластин юрских *Praestriptychus* показывают, что она имеет очень простое строение и состоит из монолитного кальцита. Тубулярный слой, характерный для юрских аптихов *Laevaptychus* и *Lamellaptychus*, в ней отсутствует. Именно *Praestriptychus* с его простым строением кальцитового слоя стал основой для формирования большинства юрских и меловых типов аптихов. Высказывавшаяся ранее некоторыми исследователями точка зрения о присутствии тубулярного слоя у всех юрских аптихов, и, как следствие, гипотеза о независимом возникновении меловых типов аптихов, которые его не имеют, не подтверждается наблюдаемыми фактами.

Сравнение аптихов микроконхов и макроконхов в подсемействе *Aspidoceratinae* показало, что для этих аптихов характерен половой диморфизм, выражающийся не только в форме и размерах, но и в микроструктуре кальцитовых пластин аптихов у взрослых особей. Аптихи *Laevaptychus*, принадлежавшие макроконхам аспидоцератин, имеют хорошо развитый тубулярный слой, а в аптихах микроконхов он отсутствует.

Верхняя челюсть аптихового типа имеет совершенно уникальное для головоногих моллюсков строение: ее внешняя и внутренняя пластины соединялись друг с другом дополнительным органическим слоем, редко сохраняющимся в ископаемом состоянии, а внутри наружной пластины проходила полая трубка, открывающаяся небольшим отверстием под острием челюсти. Эта трубка, соединяющая полость позади челюсти с ее острием, вероятнее всего использовалась для подачи яда в момент укуса.

Если у представителей подотряда *Ammonitina* анаптиховый тип челюстного аппарата в ранней юре сменился аптиховым, то в подотрядах *Lytoceratina* и *Phylloceratina* анаптихи сменились на ринхаптиховый тип челюсти. Однако в обоих подотрядах это произошло независимо и в разное время. Первый раз ринхаптихи появились в плинсбахе и во второй раз — в аалене, но пока достоверно не установлено, кому именно из литоцератин и филлоцератин они принадлежали.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендуемых ВАК:

1. *Mironenko A.A.* Discovery of the Jaw Apparatus of the Upper Volgian ammonite *Kachpurites fulgens* (Craspeditidae). // *Paleontological Journal*. 2014. V. 48. №6. P. 580-586.
2. *Rogov M.A., Mironenko A.A.* Patterns of the evolution of aptychi of Middle Jurassic to Early Cretaceous Boreal ammonites. // *Swiss journal of Palaeontology*. 2016. V. 135. №1. P. 139-151.
3. *Mironenko A.A.* Microstructure of aptychi of Upper Jurassic (Upper Oxfordian) ammonites from Central Russia. // *Lethaia*. 2018. V. 51. №1. P. 75-85.
4. *Mironenko, A.A., Gulyaev, D.B.* Middle Jurassic ammonoid jaws (anaptychi and rhynchaptychi) from Dagestan, North Caucasus, Russia. // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2018. V. 489. P. 117-128.
5. *Mironenko, A.A., Rogov, M.A.* Ammonoid lower jaws of rhynchaptychus type from the Cretaceous of Crimea. // *Cretaceous Research*. 2018. V. 91. P. 350-361.
6. *Mironenko, A. A., Mitta, V. V.* On new records of Cephalopod jaws from the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of the Northern Caucasus (Russia, Karachay-Cherkessia). // *Paleontological Journal*. 2020. V. 54. №5. P. 477-486.
7. *Mitta V.V., Mironenko A.A.* Middle Jurassic (Upper Bathonian and Lower Callovian) jaws of Kosmoceratid ammonites of Central Russia. // *PalZ*. 2021. V. 95. №1. P. 61-69
8. *Mironenko A.A.* The structure of calcitic layer of the aptychus of the ammonite genus *Peltoceras*. // *Annales Societatis Geologorum Poloniae*. 2021. V.91. P. 391–398
9. *Rogov, M. A., Mironenko, A. A.* Jaw apparatuses of Jurassic Aspidoceratidae (Ammonoidea) and Cope's rule in evolution of aspidoceratid ammonites (comment on "Giant Middle Jurassic (Bathonian) cf. *Laevaptychus* sp. of the Aztlan section, Hidalgo State, central Mexico" by C. Esquivel-Machas, P. Zell, JA Moreno-Bedmar and K. Flores-Castro [Journal of South American Earth Sciences, 110, 103302]). *Journal of South American Earth Sciences*. 2021. P. 103529.
10. *Mironenko A.A.* Early Palaeozoic Discinocarina: a key to the appearance of cephalopod jaws. // *Lethaia*. 2021. V. 54. №4. P. 457-476
11. *Mironenko A.A., Jagt J.W.M., Jagt-Yazykova E.A.* An unusual conchorhynch from the upper Maastrichtian of the southeast Netherlands and the distinction between nautiloid and ammonoid conchorhynchs (Mollusca, Cephalopoda). // *Cretaceous research*. 2022. V.130. P. 105037.
12. *Mironenko A.A., Naugolhykh S.V.* Lower and upper jaws of the Early Permian goniaticid ammonoids. *Lethaia*. // *Lethaia*. 2022. V. 55. №4. P. 1-9
13. *Mironenko A.A., Mitta V.V.* The first record of jaws of Boreal Valanginian ammonites (Cephalopoda, Polyptychitidae). *Cretaceous Research*. 2023. V. 142. №7. P. 105370
14. *Mironenko A., Rogov M., Ippolitov A., Smurova I., Zakharov V.* Ammonoid and coleoid jaws from the Upper Cretaceous of northern Siberia (Nizhnyaya Agapa River sections). // *Cretaceous Research*. 2024. P. 105918.
15. *Mitta V.V., Mironenko A.A.* An Exceptionally Large Upper Jaw of Lytoceratoidea from the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of the Northern Caucasus // *Paleontological Journal*, 2024, V. 58, №4. P. 426–433.
16. *Мироненко, А.А., Комаров, В.Н.* Новые находки ринхолитов в средней и верхней юре Крыма. // *Известия высших учебных заведений. Геология и разведка*. 2019. №1. С. 5-15.

Статьи в сборниках и тезисы докладов.

17. Rogov M.A., Mironenko A.A. Aptychi of the Boreal and Subboreal Middle Jurassic - Early Cretaceous ammonites: new records and review of published data // 9th International Symposium Cephalopods – Present and Past 2014. Zürich, Switzerland. P. 68.
18. Мироненко А.А. Микроструктура аптихов верхнеюрских аммонитов родов *Perisphinctes*, *Mirosphinctes* и *Euspidoceras* // Алексеев А.С. (ред.). Палеострат-2017. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. Москва, 28 января - 1 февраля 2017 г. Программа и тезисы докладов. М.: ПИН РАН. 2017. С.47-48.
19. Mironenko A.A., Gulyaev D.B., Rogov M.A., Khapsiv O.K. New data on ammonoid jaws of the rhynchaptychus type // 10th International Symposium Cephalopods – Present and Past 2018. Fes, Morocco. P. 82-83.
20. Мироненко А.А., Рогов М.А., Гуляев Д.Б. Новые находки челюстей ринхаптихового типа. // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 5. Материалы совещания (Москва, 29 – 31 октября 2018 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2018. С.97-99
21. Мироненко А.А. *Tillicheilus* – загадочный «ринхолит» из меловых отложений Крыма. // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Материалы IX Всероссийского совещания 17-21 сентября 2018 г., НИУ «БелГУ», г. Белгород / Под ред. Е.Ю. Барабошкина, Т.А. Липницкой, А.Ю. Гужикова. – Белгород: ПОЛИТЕРРА. 2018. С.194-197
22. Мироненко А.А. Новые данные по эволюции челюстного аппарата головоногих моллюсков // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Материалы LXV сессии Палеонтологического общества при РАН. ВСЕГЕИ. 2019. С.104-105
23. Мироненко А.А. Строение кальцитового слоя аптихов *Peltoceras*. // Палеострат 2021. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 25–26 января 2021 г. С.52-53
24. Мироненко А.А. Особенности строения верхней челюсти юрских и меловых аммонитов // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 25 – 27 октября 2021 г.). Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой и В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2021. С.88-90